

北美刺龙葵在中国的适生区预测

王 瑞¹, 洗晓青¹, 万方浩^{1,2*}

¹中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193;

²青岛农业大学农学与植物保护学院, 山东 青岛 266109

摘要: 【背景】北美刺龙葵是一种全球广泛分布的恶性杂草, 已被列入我国进境检疫性有害生物名单。近年来北美刺龙葵不断随进口货物传入我国, 明确其传入途径和适生区对控制其入侵具有重要意义。【方法】采用 GIS、空间统计学、Maxent 生态位模型等方法分析了北美刺龙葵的传入途径与潜在分布区, 并通过 ROC 分析法对模型进行检验。【结果】跨区域农产品贸易是北美刺龙葵全球扩散的驱动力与传入我国的主要途径。生态模型预测结果表明, 北美刺龙葵在我国具有广阔的适生区, 除黑龙江、吉林、内蒙古、青海、甘肃、西藏、四川西北部以外的区域都是其在我国的适生区, 其中高风险区主要集中在东部和南部沿海、西南边境和新疆的部分地区。AUC 值为 0.789, 表明本研究建立的 Maxent 模型的预测能力较强, 能够很好地拟合物种已知分布的环境生态位。【结论与意义】北美刺龙葵在我国的传入风险极高。基于北美刺龙葵在我国的主要传入途径与潜在扩散媒介的时空分布, 划定了重点监测的区域, 建议对适生区内极易传入的高风险区如港口、机场、物流中转站、加工厂等开展早期监测预警, 以预防其再次入侵与进一步扩散蔓延。

关键词: 北美刺龙葵; 适生区; 入侵植物; 生态位模型

Predicting the potential invasive distribution of *Solanum carolinense* in China

Rui WANG¹, Xiao-qing XIAN¹, Fang-hao WAN^{1,2*}

¹State Key Laboratory for Biology and Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; ²School of Agronomy and Plant Protection, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China

Abstract: 【Background】*Solanum carolinense* is a notorious weed in America where it is native and other countries in Europe and Asia where it is introduced. In recent decade, *S. carolinense* has been declared a harmful quarantine weed in China since it invaded southern China as its seeds were frequently intercepted from imported commodities. It is necessary to identify areas at risk of an invasion and develop an efficient management strategy. 【Method】GIS and spatial statistics were used to reconstruct worldwide invasion dynamics and identify its introduction vectors. MaxEnt niche modeling was applied to predict the potential distribution of *S. carolinense* in China and the model performance was evaluated by Receiver Operator Characteristic (ROC) curve. 【Result】Its historical introduction from native America to other continents showed that the trade of commodities containing seeds promoted its invasion and spread across the world. The area under the ROC curve (AUC) was 0.789, which indicated that climatic niche models on the basis of native data had a highly predictive ability. And thus the modeled climatic niches were projected on to the landscape of the China. With the exception of Heilongjiang, Jilin, Inner Mongolia, Qinghai, Gansu, Tibet, northwestern parts of Sichuan, most areas in China were potential areas for *S. carolinense* invasion. 【Conclusion and significance】High introduction risk with increasing trade coupled with large potentially available distribution area may lead to increased invasion in the future. An early monitoring and eradication program should be adopted in the highly vulnerable areas, including coastal harbors, airports, transfer stations and processing factories of the imported cereal grains or fodder crops, to prevent further invasion and spread.

Key words: *Solanum carolinense*; potential invasive distribution; invasive plant; ecological niche model

收稿日期 (Received): 2015-05-09 接受日期 (Accepted): 2015-06-21

基金项目: 国家自然科学基金 (31471827, 31000883); 环保公益性行业专项 (201409061); 国家科技支撑计划课题 (2015BAD08B03); 山东省“泰山学者”建设工程专项

作者简介: 王瑞, 男, 副研究员。研究方向: 入侵物种的时空扩散机制与早期监测预警。E-mail: wangrcas@163.com

* 通讯作者 (Author of correspondence), E-mail: wanfanghao@caas.cn

随着全球化进程的发展,国际间频繁的贸易、旅游等活动极大地促进了外来有害生物入侵(Anderson *et al.*, 2015)。生物入侵已成为当前世界各国关注的重要环境和生物安全问题。我国是世界上受到外来有害生物入侵危害最严重的国家之一,已入侵的物种不断地扩散蔓延,新的危险性有害生物不断地传入(万方浩等, 2009)。由于外来生物能够自我繁殖,一旦成功入侵就很难根除,因此,风险评估和早期预警是预防外来有害生物传入和扩散的最有效途径(万方浩等, 2010; Natale *et al.*, 2012)。

北美刺龙葵 *Solanum carolinense* L. 属茄科 Solanaceae 茄属 *Solanum*, 是多年生草本植物(Anderson, 1999), 原产美国东南部伊利诺伊州、马萨诸塞州、佛罗里达州和德克萨斯州等地区。当前, 北美刺龙葵已扩散至美国全境以及大洋洲、欧洲、中南美洲、亚洲、非洲的 36 个国家和地区(Bassett & Munro, 1986; Nichols *et al.*, 1992; Wise, 2007; Wise & Sacchi, 1996)(图 1)。北美刺龙葵入侵定植后极易通过分泌化感物质等途径形成单优势群落, 对当地农业生产和生物多样性保护构成极大威胁, 如入

侵农田后可造成农作物减产 35%~60%(Beeler *et al.*, 2004; Frank, 1990; Halpern *et al.*, 2014)。北美刺龙葵还是农作物病、虫害的寄主, 对牲畜和人类有毒(Bassett & Munro, 1986)。北美刺龙葵具有极强的繁殖能力, 每株每年可产生 1500~7200 粒种子, 种子可随风力、水流、动物、交通工具等途径进行自然和人为因素主导的扩散蔓延(潘扬等, 2014; Cipollini & Levey, 1997; Miyazaki, 2008; Miyazaki & Ito, 2004; Urakawa & Koide, 2004a, 2004b)。种子扩散到新地区后, 其休眠特性(休眠期可达 10 年)能极大地提高定植能力(Onen *et al.*, 2006)。总之, 北美刺龙葵是一种正在全球扩散蔓延的危险性有毒植物, 已被许多国家列为重点防控的检疫性有害生物。

近年来, 北美刺龙葵已入侵我国并呈扩散蔓延趋势。北美刺龙葵最早于 2006 年在浙江被发现, 此后相继在台州市椒江区上大陈镇和温州市海岛等地区发现(陈模舜, 2008; 李根有等, 2006)。同时, 北美刺龙葵的种子还在不断地随贸易等途径传入我国。因此, 急需制定早期监测预警措施, 阻止其再次入侵, 抑制已入侵种群的进一步扩散蔓延。

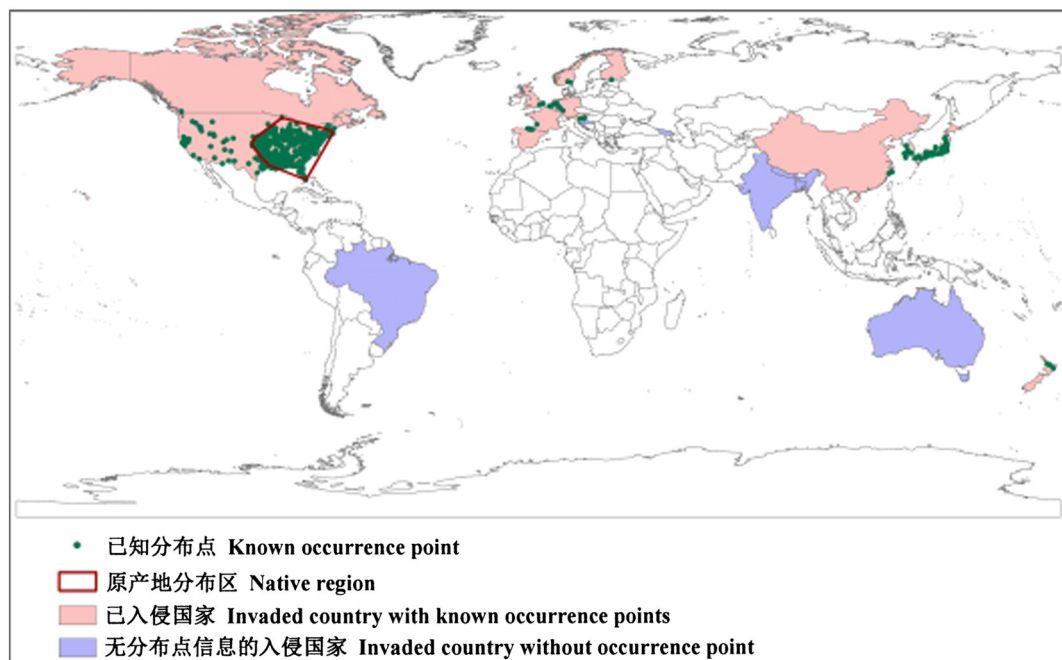


图 1 北美刺龙葵在全球的分布图

Fig.1 Geographic distribution of *S. carolinense* across the world

1 材料与方法

1.1 地理分布数据的搜集与整理

北美刺龙葵在全球的分布数据主要通过 GBIF (<http://www.gbif.org/>) 数据库和已发表的文献获

取(Bassett & Munro, 1986; Follak & Strauss, 2010; Imaizumi *et al.*, 2006)。对下载自 GBIF 的数据进行整理核对, 删除信息不完整、重复记录等数据; 对信息记录完整但缺少地理坐标的数据通过 Google

earth 等手动查询地理坐标,同时对已经包含地理坐标的数据进行核对与校正;最后把分布点地理坐标存储为适生区预测和时空扩散动态统计分析需要的格式。

1.2 全球扩散的时空动态和地理分布格局

根据各个国家的发生时间统计北美刺龙葵分布点发生的时空动态,利用分布点、地统计方法分析其不同空间尺度上(全球和广泛分布国家日本)的分布模式,以判断空间地理分布格局,最终解析其传入和扩散机制。

1.3 传入我国的主要途径分析

通过查阅近 5 年来国家质量监督检验检疫总局发布的进境植物检疫截获有害生物报表(<http://search.aqsiq.gov.cn/was/search>)统计北美刺龙葵传入我国的动态和途径,对极易携带北美刺龙葵种子的进口贸易接受港口开展排查,确定其在我国的分布现状。

1.4 气候生态位模拟及潜在适生区的预测

探明外来物种传入我国的适生区对制定早期预防预警措施具有重要意义(万方浩等,2010; Natale *et al.*, 2012; Wang & Wang, 2006)。目前,常用的生态位模型有 BIOCLIM、BIOMAPPER、DIVA、DOMAIN/、广义相加模型(generalized additive model, GAM)、GARP、广义线性模型(generalized linear model, GLM)、最大熵模型(Maxent)。其中,Maxent 生态位模型在外来植物适生区预测中应用最为广泛且准确性高(Elith, 2014; Peterson *et al.*, 2011)。该模型的基本原理是根据样本信息对未知分布做出推断,即利用物种的已知分布数据和分布地的环境数据判断物种的生态需求,并预测物种的潜在分布,最终的模型可再被投影到地理空间,形成预测适合物种分布地区的数字地图(Peterson *et al.*, 2011; Phillips *et al.*, 2006)。本研究基于此模型,采用 Maxent 3.3.3 版(<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>)预测北美刺龙葵在中国的适生区。环境数据集来自 WORLDCLIM 数据集,包括海拔、气温、降雨等 20 个环境因子(<http://www.worldclim.org>),空间分辨率为 5 min。

选取合适的分布数据构建预测模型,理论上原产地的分布数据是最适合构建模型预测物种的实际生态位,尽管近年来一些研究发现,部分外来物

种在入侵地会侵占新的生态位,但生态位漂移并不是普遍现象(王瑞和万方浩,2010; Peterson *et al.*, 2011; Petitpierre *et al.*, 2012)。因此,本研究采用原产地分布数据构建生态位模型预测北美刺龙葵在全球和中国的适生区预测。

选取与北美刺龙葵分布相关的环境数据模拟其适生的环境生态位。刀切法(jackknife)分析已被广泛用来判断每一个因子对预测结果的影响。其原理是在模型运算过程中通过系统省略一个环境变量,使用其余的变量进行建模预测,然后通过分析变量的有无对运算结果的影响以判断影响物种分布的关键因素(Peterson *et al.*, 2003)。本研究采用 Maxent 软件自带的 jackknife 程序选择最优环境变量。具体运算如下,在参数设置中勾选刀切法对话框,通过设置数据对话框,把用于模型运算的分布数据平分为 2 个部分:50%为构建模型的训练数据(training data),余下的 50%用于模型的检验(外部检验数据,extrinsic test data)。

采用受试者工作特征曲线(receiver operating characteristic curve, ROC)评估上述筛选的环境参数和分布数据构建的模型模拟北美刺龙葵环境生态位的准确性与可行性。ROC 曲线下的面积(area under curve, AUC)的大小作为模型预测准确度的衡量指标。AUC 值位于 0.5~0.6 为失败,0.6~0.7 较差,0.7~0.8 一般,0.8~0.9 良好,0.9~1.0 优秀。AUC 值越接近 1,说明与随机分布相距越远,环境变量与预测物种地理分布之间的相关性越大,模型预测结果越准确(王运生等,2007)。

把上述构建的最优模型投影到中国预测其适生区并生成适生性风险等级图。在最终的预测分析中,已知的分布数据全部用于模型分析,其他参数为软件默认值,分析结果以 Cumulative 格式、ASCII 类型文件输出。将预测生成的栅格文件在 ArcGIS 9.3 中进行重分类。按照模型运算数据中已知分布点的最小值(minimum training presence)划分适生区和非适生区;利用几何分级法(geometrical interval)将适生区的预测值标记为由橙黄色到深红色的渐变色,以直观显示其适生程度的变化趋势,把上述文件输出为图片,做出适生区预测图。

2 结果与分析

2.1 北美刺龙葵在全球的扩散动态与分布现状

北美刺龙葵最早于 1901 年扩散到加拿大安大

略省。此后,相继在新西兰(1934 年)、日本(1950 年)、韩国(1969 年)、巴西(1974 年)、英国(1975 年)、克罗地亚(1978 年)、芬兰(1981 年)、荷兰(1982 年)、挪威(1987)、澳大利亚(1992)、西班牙(1997 年)、奥地利(2005 年)、中国(2006 年)、意大利(2008 年)、德国(2010 年)等国家发现该植物的分布记录。此外,印度、尼泊尔、孟加拉也有分布报

道,但入侵时间和分布地点不详(图 1)。北美刺龙葵在全球的分布点呈指数增长趋势(图 2)。

北美刺龙葵在欧亚已入侵国家的最早分布点均位于港口等人类活动频繁的地区,如日本 70% 的贸易港口都有其分布记录,横滨港、神户港和冈山港 3 个主要贸易港口是主要聚集区(图 3)。

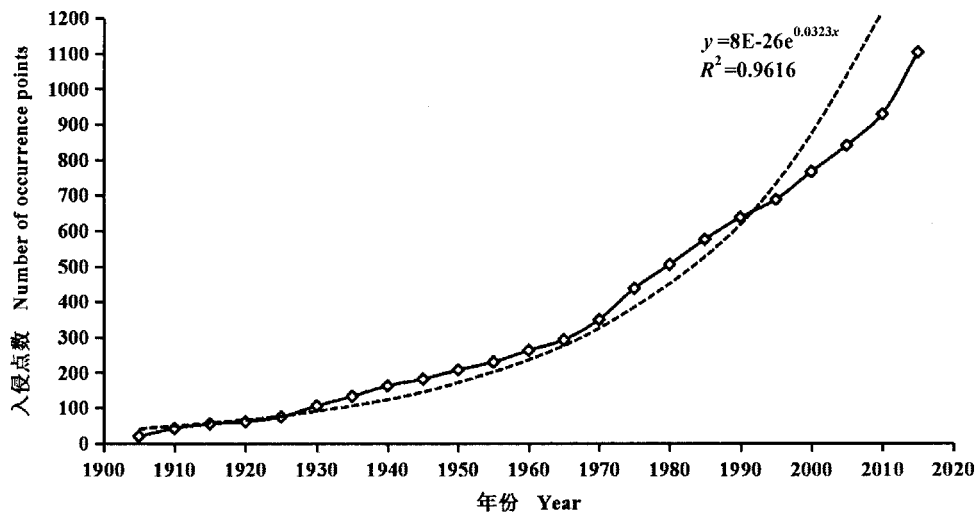


图 2 北美刺龙葵在全球入侵点随时间变化趋势
Fig.2 Temporal dynamics of the worldwide occurrences of *S. carolinense*

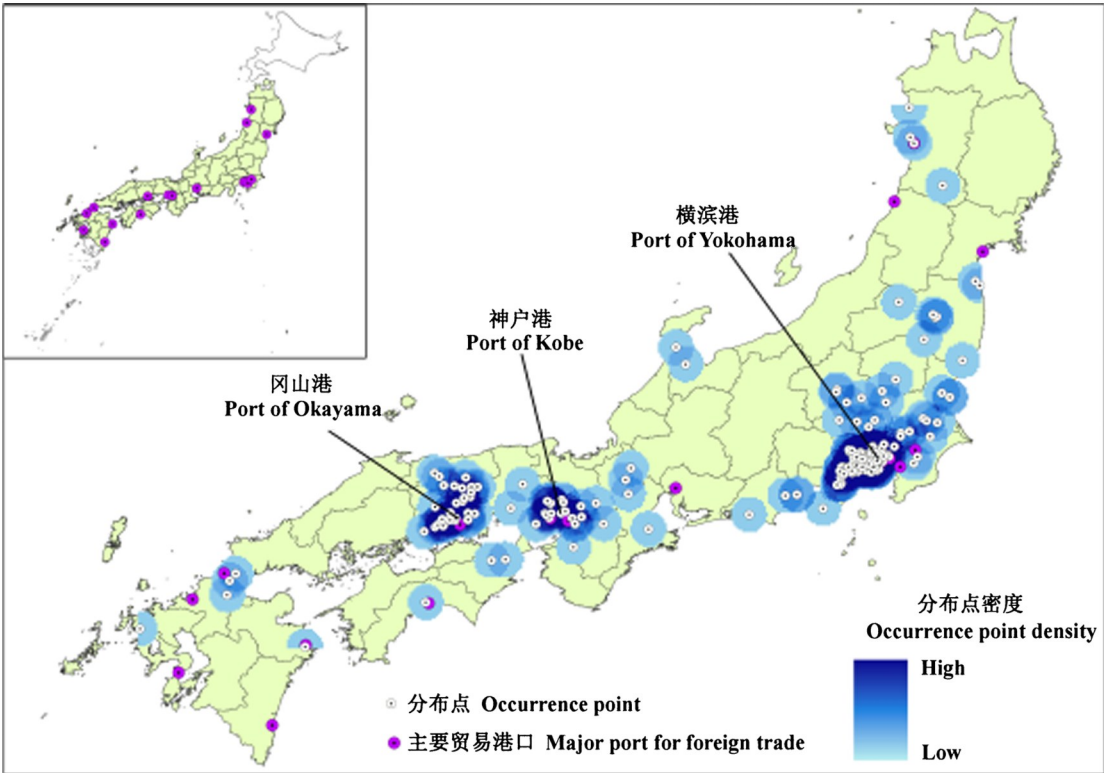


图 3 北美刺龙葵在日本的地理分布格局
Fig.3 Geographic distribution pattern of *S. carolinense* in Japan

2.2 北美刺龙葵在我国的分布、传入频率与途径

目前,我国的北美刺龙葵主要分布在浙江省台州市和温州市境内。根据进境植物检疫截获有害生物月度通报数据(2013 年 11 月—2015 年 8 月)显示,近 2 年的截获次数呈指数增加,截至 2015 年

8 月累计截获 115 次(图 4),其中 99.6%源于进口粮食中携带的该植物种子。河北秦皇岛、广西防城港、山东滨州、日照岚山、浙江宁波口岸均从美国进口的大豆、高粱、小麦中截获了该植物的种子。

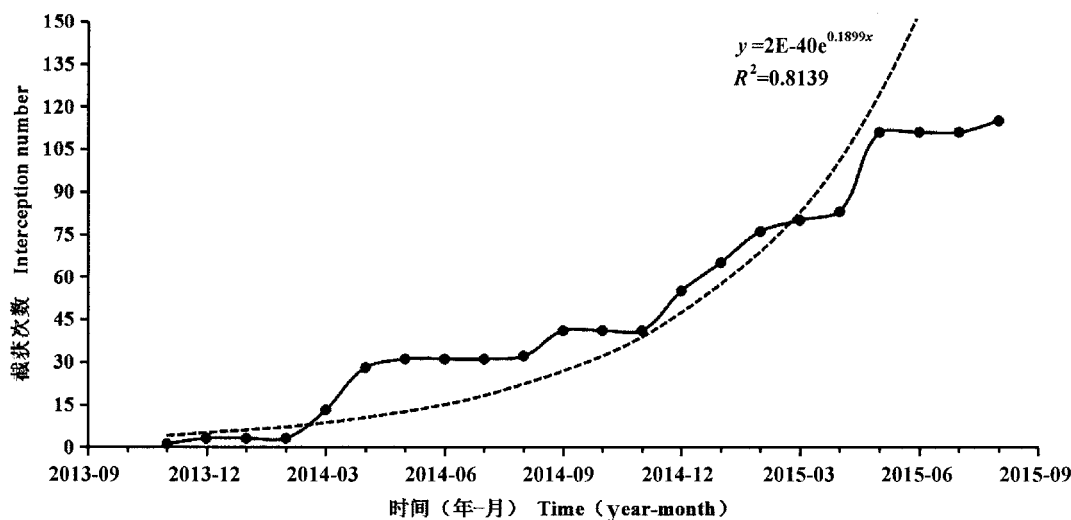


图 4 我国进境植物检疫截获北美刺龙葵的次数统计 (2013.11—2015.8)

Fig.4 Monthly cumulative number of *S. carolinense* intercepted from imported plant materials

2.3 北美刺龙葵在我国的适生区

北美刺龙葵生态位模型环境参数刀切法分析表明,年平均温度(bio1)、昼夜温差与年温差比值(bio3)、最湿季平均温度(bio8)、最冷季平均温度(bio11)、最湿月份降雨量(bio13)、最干月份降雨量(bio14)、降雨量的季节变化(bio15)对模型的贡献率最高,是影响北美刺龙葵分布的关键因素,因而被用来建立最终模型预测北美刺龙葵的适生区。利用上述筛选的环境变量和原产地分布数据构建模型,将模型模拟的环境生态位投影到全球,AUC值为0.789,远高于随机预测值0.5,表明本研究建立的Maxent模型的预测能力较强,能够很好地拟合物种已知分布的环境生态位。

把该模型投影到全球与中国,并按照适生性等级的划分方法对预测值进行分级以生成适生性等级图,把区划后的适生性等级图与行政区划叠加,生成北美刺龙葵在全球和中国的适生性风险预测图(图5、6)。全球预测结果显示,中南美洲、欧洲中南部、东南亚、非洲等地都是其适生区,且其在全球的已知分布点均被预测为适生区(图5)。这也间接显示北美刺龙葵原产地数据模拟的气候生态位能够用来预测其适生区。

北美刺龙葵在中国的适生区预测图显示,除黑龙江、吉林、内蒙古、青海、甘肃、西藏、四川西北部以外的区域都是其在我国的适生区,其中高风险区主要集中在东部和南部沿海、西南边境和新疆的部分地区(图6)。

3 讨论

3.1 北美刺龙葵在全球扩散的驱动力与传入我国的主要途径推断

北美刺龙葵在全球的扩散动态表明其在原产地以外地区的最早发生点主要位于贸易等人类活动频繁的港口、交通枢纽等区域。北美刺龙葵是一种有毒植物,目前并没有发现其在全球范围内的引种记录。基于北美刺龙葵在全球的分布格局及时空动态,有理由推断跨区域的贸易活动中的无意携带是其在全球扩散蔓延的主要途径与驱动力。此外,北美刺龙葵在日本的地理分布格局表明,多次传入是其成功入侵与广泛分布危害的主要根源。Imaizumi *et al.* (2006)的研究表明,北美刺龙葵在日本的东京地区主要沿高野河扩散蔓延。此外,已经定植的种群也在随人类活动沿道路进行长距离的跳跃式扩散。北美刺龙葵具有极强的繁殖能力,且具有种子和营养体双重繁殖方式等特性,均有助于

种群的定植、增长和扩散蔓延。因此,国际贸易活动中携带的种子是导致其全球扩张的主要驱动力,定植后跨区域的人类活动和随不同媒介扩散的潜力会促进其进一步的扩散蔓延。

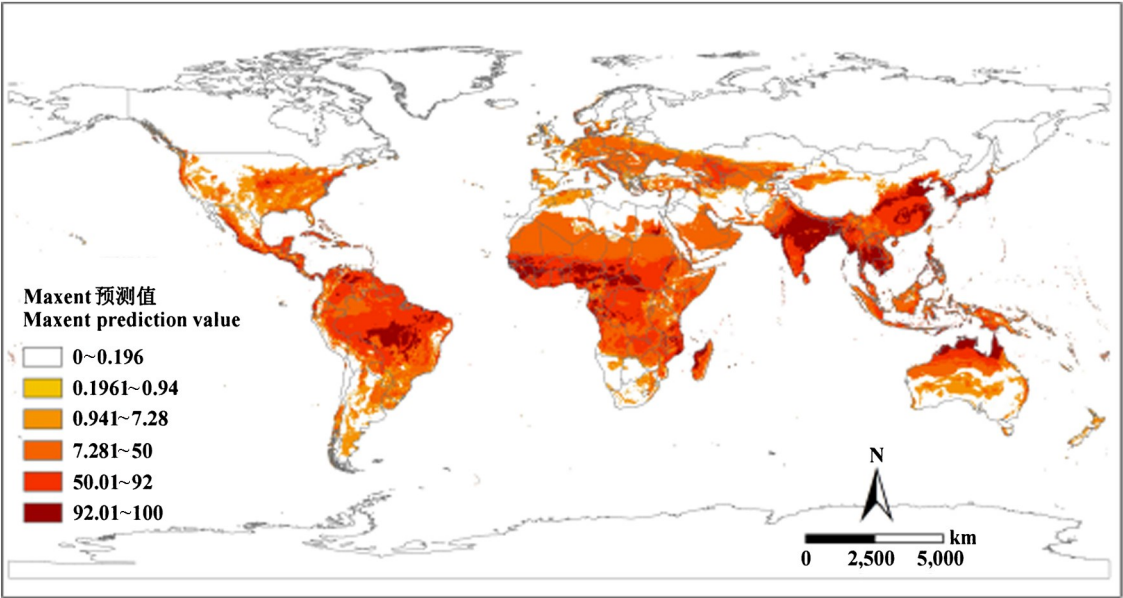


图 5 北美刺龙葵在全球的适生区预测图
Fig.5 The predicted distribution of *S. carolinense* across the world

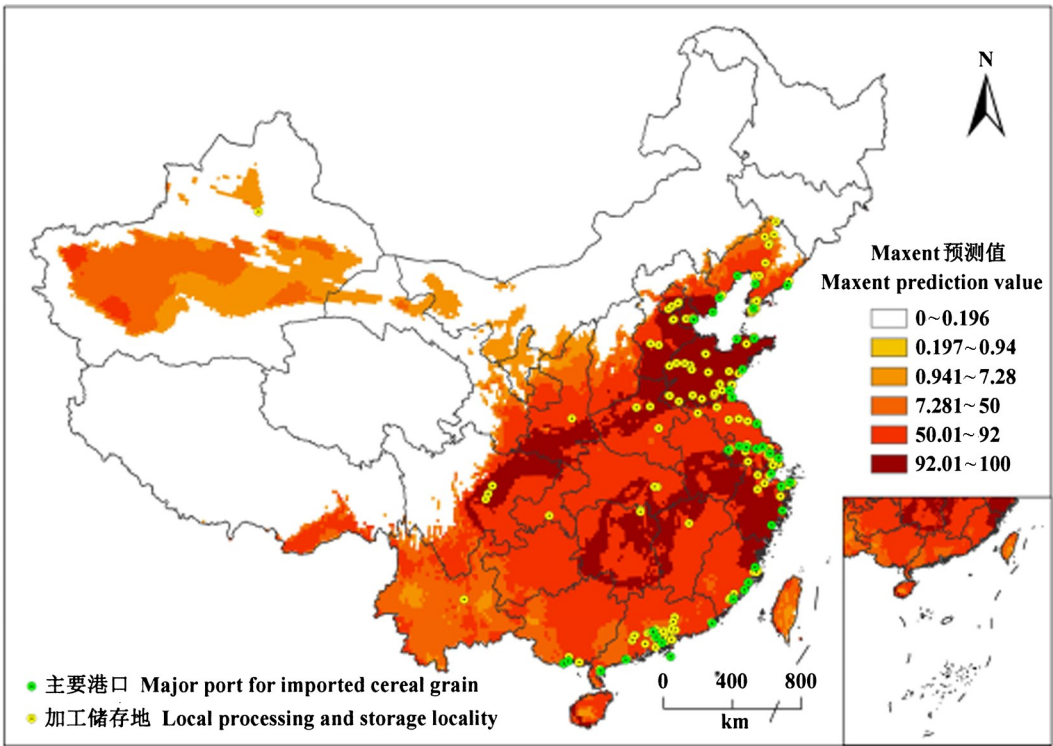


图 6 北美刺龙葵在中国的适生区预测与早期监测预警示意图
Fig.6 The predicted distribution and monitoring and early warning map of *S. carolinense* in China

我国已于 2007 年把北美刺龙葵列为进境检疫性有害生物和重点监测的对象(吴海荣等,2008)。尽管如此,北美刺龙葵还是成功入侵我国,目前主要分布在我国东部沿海地区,应该是随着人类活动无意携带传入我国。随着我国一带一路战略的发展和自由贸易区的建设,对外交流的区域、贸易量和频次势必会快速增长,这也为北美刺龙葵等有害生物进入我国更多区域提供了更多机会,如近年来

北美刺龙葵的截获次数就呈指数增长趋势。目前,我国对外开放的一类口岸有 253 个,其中水运口岸 133 个、铁路口岸 17 个、公路口岸 47 个、航空口岸 56 个,广泛分布于我国的东部和南部沿海、西部和北部边境线和长江流域。口岸的这种离散式的地理分布格局也可作为北美刺龙葵等外来有害生物通过贸易途径同时、多次传入我国不同地区提供了机会,这些通过贸易携带的有害生物还会随着本地运输而扩散到更多地区。同时,已入侵的种群也会不断地繁殖、增长和扩散蔓延。总之,北美刺龙葵在我国传入和扩散的风险极高,急需发展早期监测预警措施预防其再次传入,抑制其进一步扩散。

3.2 加强北美刺龙葵的早期监测预警

探明外来物种的传入和扩散途径,根据传入媒介的空间分布,结合影响种群定植和繁殖生长的环境条件,划定物种重点监测的区域,通过系统监测达到早发现、早根除的目标是控制有害生物入侵和扩散蔓延的最有效途径(Anderson *et al.*, 2015; Natale *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2011)。

基于北美刺龙葵在我国的传入与扩散途径,结合其在我国的预测适生区,本研究绘制了北美刺龙葵在中国的早期监测预警图,以便开展系统监测与制定针对性防控措施(图 6)。首先,抑制已入侵种群的进一步扩散蔓延。由于北美刺龙葵具有极强的繁殖能力,其种子可随水流和人类活动扩散,因此应该加紧对已入侵种群 10 km 范围内的河流、道路的监测,同时采取人工拔除、化学防治等手段控制已发生地区种群的增长,根除新发现的植株。其次,抑制繁殖体的再次入侵。基于北美刺龙葵主要随进口粮谷携带传入,根据进口粮谷在我国的主要运转途径,确定重点监测港口、中转站和加工/存储地,结合北美刺龙葵在我国的环境适应性决定重点监测区域。建议对这些地区开展系统监测,以预防其进一步入侵。

参考文献

陈模舜, 2008. 台州市外来植物区系组成与分布特征的研究. 台州学院学报, 30(6): 43-48.
李根有, 金水虎, 袁建国, 2006. 浙江省有害植物种类、特点及防治. 浙江林学院学报, 23(6): 614-624.
潘扬, 罗芳, 鲁长虎, 2014. 脊椎动物传播植物肉质果中的次生物质及其生态作用. 生态学报, 34(10): 2490-2497.

万方浩, 郭建英, 张峰, 2009. 中国生物入侵研究. 北京: 科学出版社.
万方浩, 彭德良, 王瑞, 2010. 生物入侵: 预警篇. 北京: 科学出版社.
王瑞, 万方浩, 2010. 外来入侵植物意大利苍耳在我国适生区预测. 草业学报, 19(6): 222-230.
王运生, 谢丙炎, 万方浩, 肖启明, 戴良英, 2007. ROC 曲线分析在评价入侵物种分布模型中的应用. 生物多样性, 15(4): 365-372.
吴海荣, 钟国强, 胡学难, 王定国, 2008. 浅析我国新颁布进境检疫杂草名录的特点. 植物检疫, 22(4): 231-233.
Anderson L G, Roccliffe S, Haddaway N R and Dunn A M, 2015. The role of tourism and recreation in the spread of non-native species: a systematic review and meta-analysis. *PLoS ONE*, 10(10): e0140833.
Anderson W P, 1999. *Perennial Weeds: Characteristics and Identification of Selected Herbaceous Species*. Ames, IA, USA: Iowa State University Press.
Bassett I J and Munro D B, 1986. The biology of Canadian weeds. 78. *Solanum carolinense* L. and *Solanum rostratum* Dunal. *Canadian Journal of Plant Science*, 66(4): 977-991.
Beeler J E, Rhodes G N, Bates G E, Main C L and Mueller T C, 2004. Horsenettle (*Solanum carolinense*) control in tall fescue (*Festuca arundinacea*) and clover (*Trifolium* sp.) pastures with mixtures of 2,4-D and picloram. *Weed Technology*, 18(4): 1091-1095.
Cipollini M L and Levey D J, 1997. Antifungal activity of *Solanum* fruit glycoalkaloids: implications for frugivory and seed dispersal. *Ecology*, 78(3): 799-809.
Elith J, 2014. Predicting distributions of invasive species (Chapter 6) // Walshe T R, Robinson A, Nunn M and Burgman M A. *Invasive Species: Risk Assessment and Management*. Cambridge: Cambridge University Press: 1-28.
Follak S and Strauss G, 2010. Potential distribution and management of the invasive weed *Solanum carolinense* in Central Europe. *Weed Research*, 50(6): 544-552.
Frank J R, 1990. Influence of horsenettle (*Solanum carolinense*) on snapbean (*Phaseolus vulgaris*). *Weed Science*, 38(3): 220-223.
Halpern S L, Bednar D, Chisholm A and Underwood N, 2014. Plant-mediated effects of host plant density on a specialist herbivore of *Solanum carolinense*. *Ecological Entomology*, 39(2): 217-225.
Imaizumi T, Kurokawa S, Ito M, Auld B and Wang G X, 2006. Population structure of *Solanum carolinense* along the Takano River in Kyoto, Japan as determined by amplified

- fragment length polymorphism analysis. *Weed Research*, 46(3): 219–225.
- Miyazaki K, 2008. Root system architecture and its relationship to the vegetative reproduction function in horsenettle (*Solanum carolinense*). *Weed Biology and Management*, 8(2): 97–103.
- Miyazaki K and Ito M, 2004. Root system structure and shoot arrangement of 1-year-old *Solanum carolinense* L. *Weed Biology and Management*, 4(2): 122–125.
- Natale E, Zalba M S, Reinoso H and Damilano G, 2012. Assessing invasion process through pathway and vector analysis: case of saltcedar (*Tamarix* spp.). *Management of Biological Invasions*, 3(1): 37–44.
- Nichols R L, Cardina J, Lynch R L, Minton N A and Wells H D, 1992. Insects, nematodes, and pathogens associated with horsenettle (*Solanum carolinense*) in bermudagrass (*Cynodon dactylon*) pastures. *Weed Science*, 40(2): 320–325.
- Onen H, Misako I and Imaizumi T, 2006. Horsenettle (*Solanum carolinense* L.) plants emerged at different times after corn (*Zea mays* L.) planting. *Weed Biology and Management*, 6(1): 55–58.
- Peterson A T, Papes M and Kluza D A, 2003. Predicting the potential invasive distribution of four alien plant species in north America. *Weed Science*, 51(6): 863–868.
- Peterson A T, Soberon J, Pearson R G, Anderson R P, Martinez-Meyer E, Nakamura M and Araujo M B, 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Petitpierre B, Kueffer C, Broennimann O, Randin C, Daehler C and Guisan A, 2012. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science*, 335: 1344–1348.
- Phillips S J, Anderson R P and Schapire R E, 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4): 231–259.
- Urakawa S and Koide I, 2004a. Horsenettle (*Solanum carolinense* L.) diffusion through rotary tilling in invaded corn fields. *Grassland Science*, 50(2): 194–200.
- Urakawa S and Koide I, 2004b. Growth characteristics and establishment of seeds of horsenettle (*Solanum carolinense* L.) in the cornfield. *Grassland Science*, 50(1): 64–70.
- Wang R, Wang J F, Qiu Z J, Meng B, Wan F H and Wang Y Z, 2011. Multiple mechanisms underlie rapid expansion of an invasive alien plant. *New Phytologist*, 191(3): 828–839.
- Wang R and Wang Y Z, 2006. Invasion dynamics and potential spread of the invasive alien plant species *Ageratina adenophora* (Asteraceae) in China. *Diversity and Distributions*, 12(4): 397–408.
- Wise M J, 2007. The herbivores of *Solanum carolinense* (Horsenettle) in northern Virginia: natural history and damage assessment. *Southeastern Naturalist*, 6(3): 505–522.
- Wise M J and Sacchi C F, 1996. Impact of two specialist insect herbivores on reproduction of horse nettle, *Solanum carolinense*. *Oecologia*, 108(2): 328–337.

(责任编辑:郭莹)